Труды Зоологического института РАН
Том 325, № 2, 2021, с. 217–234
10.31610/trudyzin/2021.325.2.217





УДК 597.7:268.46

Мшанки Карского моря: видовое разнообразие и особенности биогеографического состава

Н.В. Денисенко

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия, e-mail: Nina.Denisenko@zin.ru

Представлена 13 марта 2021; после доработки 16 мая 2021; принята 25 мая 2021

РЕЗЮМЕ

До настоящего момента информация о фауне мшанок Карского моря оставалась наименее упорядоченной по сравнению с другими морями российской Арктики, особенно с учетом того, что сведения в литературе большей частью основываются на сборах 80-летней давности. Новый материал по мшанкам, собранный в течение последних 30 лет, позволил расширить представления не только о видовом богатстве этой группы, но и проследить его пространственное изменение на акватории моря. На настоящий момент видовой список мшанок Карского моря включает 230 наименований видов. Из них 42 вида впервые обнаружены в этом районе Арктики. Богатство фауны изменяется с глубиной и географическим положением мест пробоотбора. Сравнение видовых списков мшанок из 6 географических секторов, выделенных на основании различий в параметрах среды, указывает на присутствие в Карском море единого фаунистического комплекса. Биогеографический состав фауны характеризуется преобладанием бореально-арктических видов (67%) над арктическими (30%); доля бореальных составляет всего 3%. Сравнение фауны мшанок Карского моря с фаунами из других районов Арктического региона указывает на более близкое ее сходство с фауной Баренцева моря, нежели с фауной мшанок моря Лаптевых.

Ключевые слова: Арктика, биогеографический состав, видовое богатство, Карское море, мшанки, условия среды

Bryozoans of the Kara Sea: estimation of species diversity and patterns of biogeographic composition

N.V. Denisenko

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: Nina.Denisenko@zin.ru

Submitted March 13, 2021; revised May 16, 2021; accepted May 25, 2021

ABSTRACT

Until now, information on the bryozoan fauna of the Kara Sea was as the most unordered in comparison to other Arctic seas of Russia. The information in literature is mainly based on the data collected more than 80 years ago. Collections carried out over the last 30 years made it possible to expand the understanding not only of the species richness of this group, but also to study its spatial variation within the sea. At the moment, the species list of bryozoans in the Kara Sea includes 230 names. Of these, 42 species were recorded for the first time in this area of the Arctic. The fauna richness varies with depth and geographic location of sampling sites. Comparison of the species composition of bryozoans within 6 sectors defined on the basis of differences in environmental parameters indicates the presence of a single faunistic complex. The biogeographic composition of the fauna is characterized by

the predominance of the boreal-arctic species (67%) over the arctic (30%); the share of boreal species is only 3%. Comparison of bryozoans from the Kara Sea with faunas from other areas of the Arctic region indicates a closer similarity of its fauna with the fauna of the Barents Sea than with the fauna of bryozoans from the Laptev Sea.

Key words: Arctic, biogeographic composition, species richness, Kara Sea, bryozoans, environmental conditions

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших аспектов исследования фауны является инвентаризация ее видового состава, которая (кроме чисто научной значимости) может быть использована при выявлении возможных изменений в окружающей среде в связи с нарастающим антропогенным воздействием и климатическими флуктуациями.

Материалы о составе фауны мшанок Карского моря накапливались постепенно. Первая публикация по мшанкам Карского моря содержала сведения о находках 61 вида у восточных берегов архипелага Новая Земля (Smitt 1879). Почти 10 лет спустя Г. Левинсен (Levinsen 1886) опубликовал результаты определений мшанок (47 видов), собранных датской экспедицией недалеко от о. Вайгач. В конце 1920-х гг. (Клюге [Kluge] 1929) представил сведения еще о 41 виде мшанок из сборов, выполненных в прибрежных водах материка в 1878 г. (Nordenskjöld 1882) и во время первых русских арктических экспедиций в 1901 и 1913–1914 гг. В 1930-х гг. появились новые, весьма обширные материалы по мшанкам, собранным в центральных и северных районах моря, но результаты их обработки были опубликованы только в начале 1960-х гг. (Клюге [Kluge] 1962). На тот момент для Карского моря было известно о 187 видах этой группы.

В течение нескольких последующих десятилетий должного внимания изучению фауны мшанок в Карском море не уделялось, хотя сборы бентоса, ставшие достаточно регулярными с середины 1970-х гг. прошлого столетия, были весьма многочисленны. Справедливости ради следует отметить, что определения проб мшанок проводили, но информация об этой группе в литературе, посвященной преимущественно описанию общих закономерностей распределения бентофауны в целом, была весьма ограниченной (Антипова и Семенов [Antipova and Semenov] 1984; Денисенко и др. [Denisenko et al.] 1993, 1998; Jorgensen et al. 1999; Denisenko et al. 2003; Анисимова и др. [Anisimova et al.] 2003). Вместе с тем опубликованные в начале 2000-х гг. обобщения по фауне мшанок других арктических морей (например, Гонтарь [Gontar] 2004; Денисенко [Denisenko] 2008, 2010; Denisenko 2011) позволяют считать, что фауна мшанок Карского моря должна быть существенно недоисследованной.

Первая попытка анализа сведений по мшанкам, собранным за последние десятилетия, была предпринята на конференции Международного бриозоологического сообщества (IBA) (Denisenko 2013), однако доклад не был опубликован.

В связи с вышеизложенным в настоящем исследовании анализируется вся имеющаяся информация о фауне мшанок Карского моря с целью уточнения ее видового богатства и таксономической структуры, а также выявления возможных статистически обусловленных вариаций, обусловленных изменениями глубины и географического положения. Оценивается степень пространственной неоднородности фауны мшанок в Карском море и ее сходство с региональными фаунами из других районов Арктики, дается описание биогеографического облика Bryozoa.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Карское море относится к эпиконтинентальным шельфовым морям. Оно расположено к востоку от Баренцева моря и граничит на западе с архипелагом Новая Земля, на севере – с Землей Франца-Иосифа, а на востоке – с архипелагом Северная Земля.

Глубины на большей части шельфа Карского моря не превышают 100 м, а на юге-юго-востоке расположено довольное обширное по площади мелководье с глубинами менее 50 м. В пределах акватории моря имеются и глубоководные участки, которые приурочены к трем желобам, два из которых располагаются в северной части моря. Это – желоба Воронина и Святой Анны,

которые имеют глубину более 450 м. В западной части моря располагается Новоземельский желоб с глубинами до 388 м.

Два первых желоба омываются трансформированными атлантическими водами, которые, следуя из Атлантики по континентальному склону севернее архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа, проникают в исследуемый район с севера (Добровольский и Залогин [Dobrovolskiy and Zalogin] 1982; Carmak and Wassmann 2006; Прищепа [Prischepa] 2008). Юго-западный мелководный район моря также находится вод влиянием трансформированных атлантических вод, поступающих из Баренцева моря через проливы Карские ворота и Югорский Шар. На прибрежную часть шельфа на юго-востоке моря воздействует мощный пресноводный сток из рек Оби и Енисея, который приносит большое количество взвешенной и растворенной органики, а также неорганической взвеси (Лисицын [Lisitsin] 1994; Gordeev 2000).

Циркуляция вод в море сложная. Круговое течение в южной части моря носит реверсивный характер: летом оно имеет циклоническое направление, которое зимой меняется на антициклоническое под воздействием ветровых нагонных течений. Данная особенность определяет интенсивное перемешивание водных масс, вызывая значительное снижение температуры воды в придонном слое. В этой связи для большей части моря характерны отрицательные температуры воды в придонном слое в течение всего года. Летний прогрев – слабый и вызывает повышение придонной температуры до +3–8 °C только в прибрежных мелководных районах в поверхностном 20-метровом слое водной толщи. Положительными температурами характеризуются также придонные воды в желобах Святой Анны и Воронина (+3–5 °C), находящихся под влиянием промежуточной атлантической водной массы (Добровский и Залогин [Dobrovolskiy and Zalogin] 1982; Carmack and Wassmann, 2006; Прищепа [Prischepa] 2008). Придонная соленость на большей части моря составляет около 34‰, увеличиваясь до 35‰ в северных впадинах, в зоне влияния атлантических вод. В Обской и Енисейской губах соленость может снижаться до 1–12‰, особенно в их центральных и вершинных участках во время весеннего паводка. Вместе с тем углубления дна этих заливов зачастую круглогодично заполнены морской водой с соленостью до 20‰ (Denisenko et al. 1997), куда соленые воды заходят в результате зимних нагонных явлений. В южной открытой части моря, в конусах выноса пресных вод из рек Оби и Енисея, придонная соленость варьирует от 20 до 32‰, постепенно возрастая в северном направлении (Ivanov 1997).

Ледяной покров в северной и центральной частях моря присутствует круглогодично, однако вдоль Новой Земли и у берегов материка наблюдаются постоянные полыньи, существование которых обеспечивается ветрами стабильных направлений. Для южной части моря с конца июля до октября–ноября характерны воды, свободные ото льда.

В Карском море превалируют мягкие донные осадки и только на юго-западе и востоке, и южнее желоба Воронина, отмечается песчаное или илисто-песчаное дно (Кошелева и Яшин [Kosheleva and Yashin] 1999).

На основании батиметрических и температурно-соленостных характеристик для фаунистического анализа мшанок в Карском море были выделены шесть секторов (Рис. 1). Сектор SE (юго-восточная часть Карского моря) охватывает акваторию моря, расположенную в непосредственной близости от материка, к востоку от полуострова Ямал, с глубинами менее 50 м, где соленость варьирует от 20 до 32‰; на более мелководных участках, с глубиной <20 м, наблюдается летний прогрев придонного слоя вод до +3–5 °C. В этом районе моря происходит осаждение огромного количества органической и неорганической взвеси, которая выносится в море с речным стоком; донные осадки в основном илистые с подстилающей глиной.

Сектор SW (мелководная юго-западная часть Карского моря) включает Байдарацкую губу и прилежащие районы шельфа, характеризуется влиянием трансформированных Атлантических вод; температура в придонных слоях водной толщи имеет положительные значения в летнее время, в отдельные годы повышается до +6–7 °C; соленость достигает 34‰; донные осадки в глубоких участках – илистые с подстилающей глиной, в пределах Байдарацкой губы –

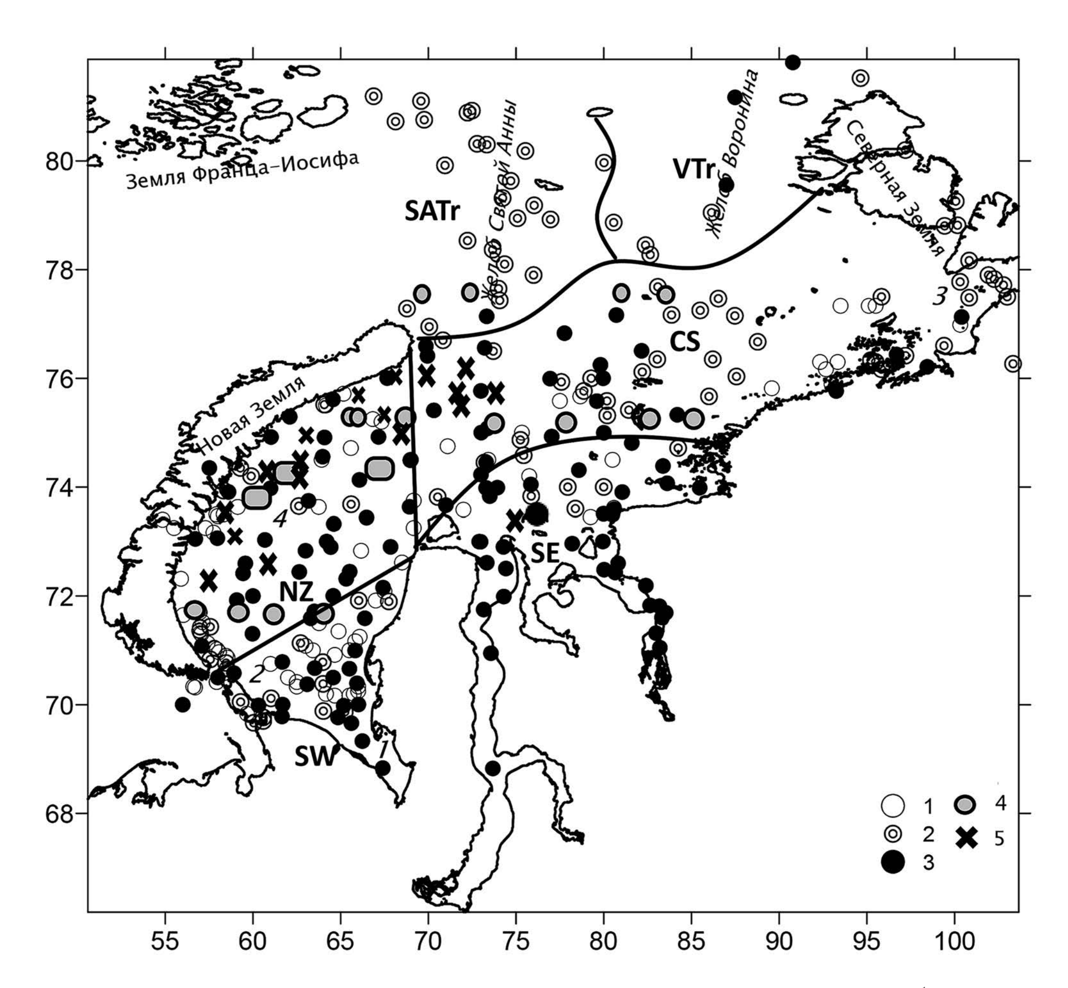


Рис. 1. Карта станций с находками мшанок в разные периоды исследований Карского моря. 1 – сборы в период со второй половины 19 века и до 1914 г.; 2 – сборы, выполненные в 1930-х гг. и в 1948 г.; 3 – сборы 1990-х гг.; 4 – сборы 2012–2013 гг.; 5 – сборы 2019 г. CS – центральный сектор; NZ – Новоземельский сектор; SAtr – сектор желоба Святой Анны; SE – юго-восточный сектор; SW – юго-западный сектор; VTr – сектор желоба Воронина. Цифры на карте: *1* – Байдарацкая губа; *2* – пролив Карские Ворота*; 3* – пролив Вилькицкого*; 4* – Новоземельский желоб.

Fig. 1. Station map with bryozoan records, found in different periods of observations of the Kara Sea. 1 – sampling from the second half of the 19th century to 1914; sampling carried out in the 1930s and in 1948; 3 – sampling in the 1990s; 4 – sampling in 2012–2013; 5 – sampling in 2019. CS – central sector; NZ – Novaya Zemlya sector; SATr – Saint Anna; SE – south-eastern sector; SW – south-western sector; VTr – Voronin Trough sector. Numbers on the map: *1 – Baydara Bay; 2 – Kara Gate Strait; 3 – Vikitskiy Strait; 4 – Novaya Zemlya Trough*.

илисто-песчаные, в районе проливов Карские Ворота и Югорский Шар – гравийные.

Сектор NZ (район у Новой Земли) охватывает часть прибрежной зоны у архипелага Новая Земля и Новоземельский желоб и характеризуется глубинами до 380 м, круглогодичными отрицательными придонным температурами, соленостью порядка 34‰ и мягкими донными осадками.

Сектор CS (центральный) – центральная и восточная части шельфа Карского моря, средняя глубина составляет порядка 100 м; здесь преобладает арктическая водная масса, характеризующаяся круглогодичными отрицательными придонными температурами и соленостью 32–33‰; донные осадки преимущественно мягкие, исключение составляет пролив Вилькитского, где встречаются смешанные осадки с включениями гравия и галек.

Сектор SATr (желоб Святой Анны) расположен в северо-западной части моря, глубина – от 130 до 450 м, находится под влиянием

трансформированных атлантических вод; придонные температуры имеют положительные значения, достигая +3–4°C, соленость >34‰; на склонах желоба располагаются смешанные осадки, тогда как в глубоководной части они – преимущественно илистые или илисто-песчаные.

Сектор VTr (желоб Воронина с прилегающими участками шельфа) расположен в северо-восточной части Карского моря; он, как и SATr, находится под влиянием трансформированных атлантических вод, имеющих круглогодично положительные температуры и соленость >34‰; донные осадки на склонах желоба и на прилегающей кромке шельфа – смешанные, в котловине желоба сменяются мягкими с преобладанием илистой фракции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали сведения из литературных источников (Smitt 1878; Levinsen 1886; Клюге [Kluge] 1929 и др.), архивные записи и коллекции, хранящиеся в Зоологическом институте РАН, а также пробы мшанок, собранные в Карском море, начиная со второй половины 1990-х гг. и по 2019 г. включительно (Табл. 1).

К настоящему времени большая часть Карского моря покрыта довольно плотной сетью бентосных станций, в то время как северо-восточные участки, в частности желоб Воронина, а также некоторые районы в восточной части моря можно охарактеризовать как все еще недостаточно обследованные. Мшанки в районе исследования зарегистрированы на 376 станциях (Табл. 1, Рис. 1).

Сборы мшанок вплоть до середины прошлого века осуществлялись преимущественно качественными орудиями лова (драгами и донными тралами), и лишь начиная с 1970-х гг. для этих целей стали широко применять количественные орудия лова: дночерпатели Океан-50 и Ван Вина. К сожалению, видовая и количественная представленность мшанок, собранных тралами (драгами) и дночерпателями, сопоставима лишь частично, и поэтому совокупный материал, полученный разнотипными орудиями лова, использован только для оценки видового богатства.

Анализ видового богатства выполнен для разных пространственных масштабов (α- и γ-разнообразие) (Magguran 2004). Особенности распределения мшанок по глубинам на региональном уровне анализировали с использованием значений накопленных количеств видов, найденных как асимптоты «кривых собирателя», построенных методом пермутации всех постанционных данных (500 разных последовательностей) для конкретного батиметрического интервала. При этом полагали, что сбор бентосного материала на станциях, использовавших однотипные орудия лова, был стандартизирован. Выявление сходства видового состава между районами моря (β-разнообразие) и интервалами глубин оценивалось с помощью индекса сходства Чекановского-Серенсена для качественных данных (Czekanowski 1909; Sørensen 1948). Иерархических построения проводили, используя усредненное присоединение по индексам сходства (Песенко [Pesenko] 1982; Gray and Elliott 2009). Помимо кластеризации, близость фаун между выделенными секторами проверяли методом многомерного шкалирования (Clarke and Warwick 1994).

Для статистической обработки данных использовали программное обеспечение Microsoft Excel, Statistica 6, PAST 4.03 (Hammer 2019) и PRIMER 6 (Clarke and Warwick 1994; www.primer-e.com).

Биогеографические характеристики видам были присвоены на основе сведений об их распространении в Мировом океане. Аналогичные исследования для этой систематической группы выполняли и ранее (Денисенко [Denisenko] 1990, 2008, 2010; Gontar and Denisenko 1989), однако их результаты требуют постоянной корректировки в связи с регистрацией новых находок, как в районе исследования, так и в Мировом океане, а также в связи с пересмотром таксономической принадлежности некоторых видов.

Биогеографическая характеристика для каждого вида включает информацию о происхождении вида (Атлантический или Тихий океаны), о распространении в пределах биогеографических областей океана (бореальный, арктический, бореально-арктический, субтропическо-арктический), а также в пределах широтных зон (широко распространенные, приполярные (арктические) и т.д.) (см. Голиков [Golikov] 1982; Кафанов и Кудряшов [Kafanov and Kudryashov] 2000). Бореально-арктические виды, встречающиеся в бореальной и аркти-

Таблица 1. Количество станций с находками мшанок в Карском море в разные периоды наблюдений.
Table 1. Number of stations with bryozoan records in the Kara Sea in different time of observations.

Год / Year	**Источник или Экспедиция** / Data source or expedition	**Судно** / Research vessel	**Число станций** / Number of stations
1876	Smitt 1878	"M. Sars"	24
1878	Levinsen 1886	"Djumphnae"	1
1878	Nordenskjöld 1882; Kluge 1929	"Vega"	8
1901	1st Polar Russian Expedition, Kluge 1929	"Zarja"	8
1913–1914	Russian Hydrographic Expedition, Kluge 1929	"Taymyr", "Waygach"	13
1931	ZIN catalogue	"Lomonosov"	13
1931–1932	ZIN catalogue	"Rusanov"	37
1934–1935	ZIN catalogue	"Sedov"	35
1948	ZIN catalogue	"Lithke"	40
1991	Marine Arctic Geological Expedition (Murmansk), personal data	"Academician A. Karpinskiy"	18
1991–1992	Murmansk marine biological Institute KC RAS (MMBI), personal identifications	"Dal'nie Zelentsy"	12
1993	MMBI, Akvaplan-AS (Norway), personal identifications	"Dal'nie Zelentsy"	13
1993	ZIN, MERA expedition, personal identifications	"Dal'nie Zelentsy"	15
1993	Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences (Moscow), Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung (AWI) (Germany), personal identifications	"Dmitriy Mendeleev"	20
1993	AWI, Gontar 1996	"Polarstern"	1
1994	MMBI, personal identifications	"Pomor"	50
1995	AWI, personal identifications	"Polarstern"	14
2012–2013	St. Petersburg State University, personal identifications	"Mikhail Somov"	40
2019	Arctic and Antarctic Research Institute (St. Petersburg), ZIN, personal identifications	"Professor Multanovskiy"	14
		Total	376

ческой биогеографических зонах, могут проникать с течениями в субтропические районы, а бореальные виды мшанок (включая амфибореальные, широко распространенные бореальные, низкобореальные и высокобореальные), которые обитают главным образом в пределах бореальной биогеографической области, могут разноситься течениями в арктические и субтропические широты (Denisenko et al. 2016). Субтропическо-арктические виды широко распространены от 38° с. ш. в Северной Атлантике и от Средиземного моря до Полярного бассейна. Арктические виды делятся на евразийские виды, распространенные в Северном Ледовитом океане у побережья Европы и Азии, и циркумполярные виды, распространенные в арктических водах у берегов Европы, Азии и Северной Америки (Голиков [Golikov] 1982; Кафанов и Кудряшов [Kafanov and Kudryashov] 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты анализа всех указанных выше материалов показали, что на настоящий момент в Карском море обитает не менее 230 видов мшанок, которые относятся к 2 классам, 3 отрядам, 44 семействам и 99 родам. Из 43 видов, впервые отмеченных в Карском море, 12 принадлежат к отряду Cyclostomata: *Proboscina major* (Johnston, 1847); *Tubulipora borgi* Kluge, 1946; *T. minuta* Kluge, 1946; *Pencilletta penicillata* (Fabricius, 1780); *Idmonea bidenkapi* Kluge, 1946; *Idmoneoides simplex* Kluge, 1946; *Diplosolen obelia* (Johnston, 1838); *Oncousoecia canadensis* (Osburn, 1933); *Patinella multicentra* (Kluge, 1955); *Bicrisia abyssicola* Kluge, 1962; *Crisia aculeata* Hassal, 1841; *Fasciculiporoides americana* (d'Orbigni, 1853).

В отряде Ctenostomata зарегистрированы 4 новых для фауны Карского моря вида: *Alcyonidium pseudodisciforme* Denisenko, 2009; *Amathia*

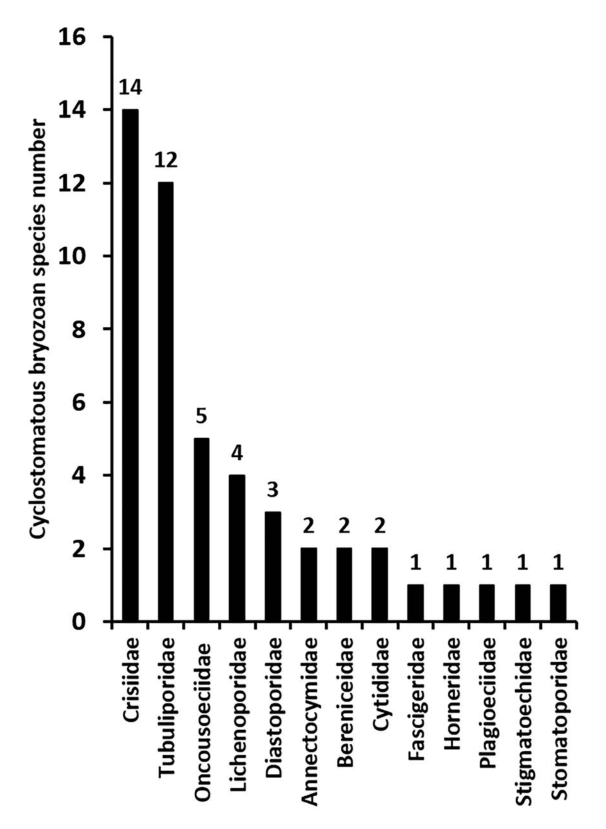


Рис. 2. Видовое богатство мшанок отряда Cyclostomata. По оси X указаны семейства.

Fig. 2. Species richness of bryozoans of the order Cyclostomata. The X-axis represents the families.

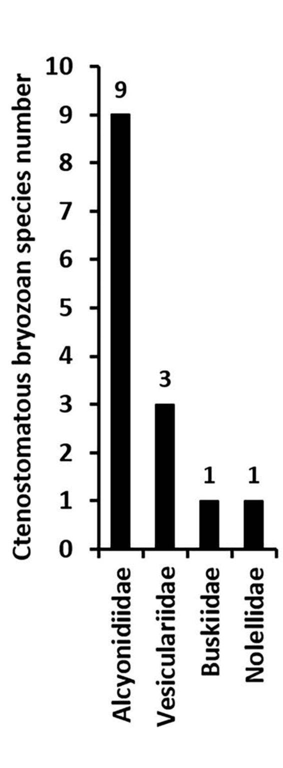


Рис. 3. Видовое богатство мшанок отряда Ctenostomata. По оси X указаны семейства.

Fig. 3. Species richness of bryozoans of the order Ctenostomata. The X-axis represents the families.

gracilis (Leidy, 1855); *A. imbricata* (Adams, 1800); *Nolella dilatata* (Hincks, 1860).

В отряде Cheilostomata впервые для фауны отмечены 26 видов. Это – *Tegella anguloavicularis* Kluge, 1952; *Callopora sedovi* Kluge, 1962; *C. septentrionalis* Denisenko, 2016; *Ramphonotus gorbunovi* Kluge, 1946; *Scrupocellaria minor* (Kluge, 1915); *Escharella abyssicola* (Norman, 1869); *E. latodonta* Kluge, 1962; *E. klugei* Hayward, 1979; *E. connectens* (Ridlay, 1881); *Hincksipora stenostoma* (Smitt, 1871); *Hippoporina cancellata* (Smitt, 1868); *Escharina alderi* (Busk, 1856); *Parasmittina trispinosa* (Johnston, 1838); *Myriozoella costata* (Kluge, 1962); *Hippoporella fastigiatoavicularis* (Kluge, 1952); *Porella laevis* (Fleming, 1828); *Cystisella saccata beringia* Kluge, 1952; *Schizoporella hexagona* Nordgaard, 1905; *S. lineata* (Nordgaard, 1896); *Stomacrustula sinuosa* (Busk, 1860); *S. producta* (Packard, 1863); *Myriapora orientalis* (Kluge, 1929); *Microporella klugei* Kuklinski et Taylor, 2009; *Cheilopora sincera praelucida* (Hincks, 1888); *Cellepora pumicosa* (Pallas, 1766). Обнаружен один новый для науки вид – *Corynoporella* sp. n.

Среди циклостомных мшанок наиболее богатые спектры видового состава выявлены в семействах Crisiidae и Tubuliporidae (Рис. 2), в отряде Ctenostomata – в семействе Alcyoniidae (Рис. 3), а среди хейлостомных мшанок – в семействах Calloporidae, Bryocryptellidae, Smittinidae и Bugulidae (Рис. 4).

Видовое богатство мшанок в локальных выборках (α-разнообразие) варьировало весьма значительно на акватории моря: от одного до 38 видов, но обычно в пробах находили от 3 до 5 видов, независимо от типа использованного орудия лова. Более высокое локальное разнообразие (порядка 15–38 видов) отмечено в Байдарацкой губе, в проливах Карские Ворота и Вилькицкого, между островами Новой Земли, а также на бровке шельфа и склонах желобов.

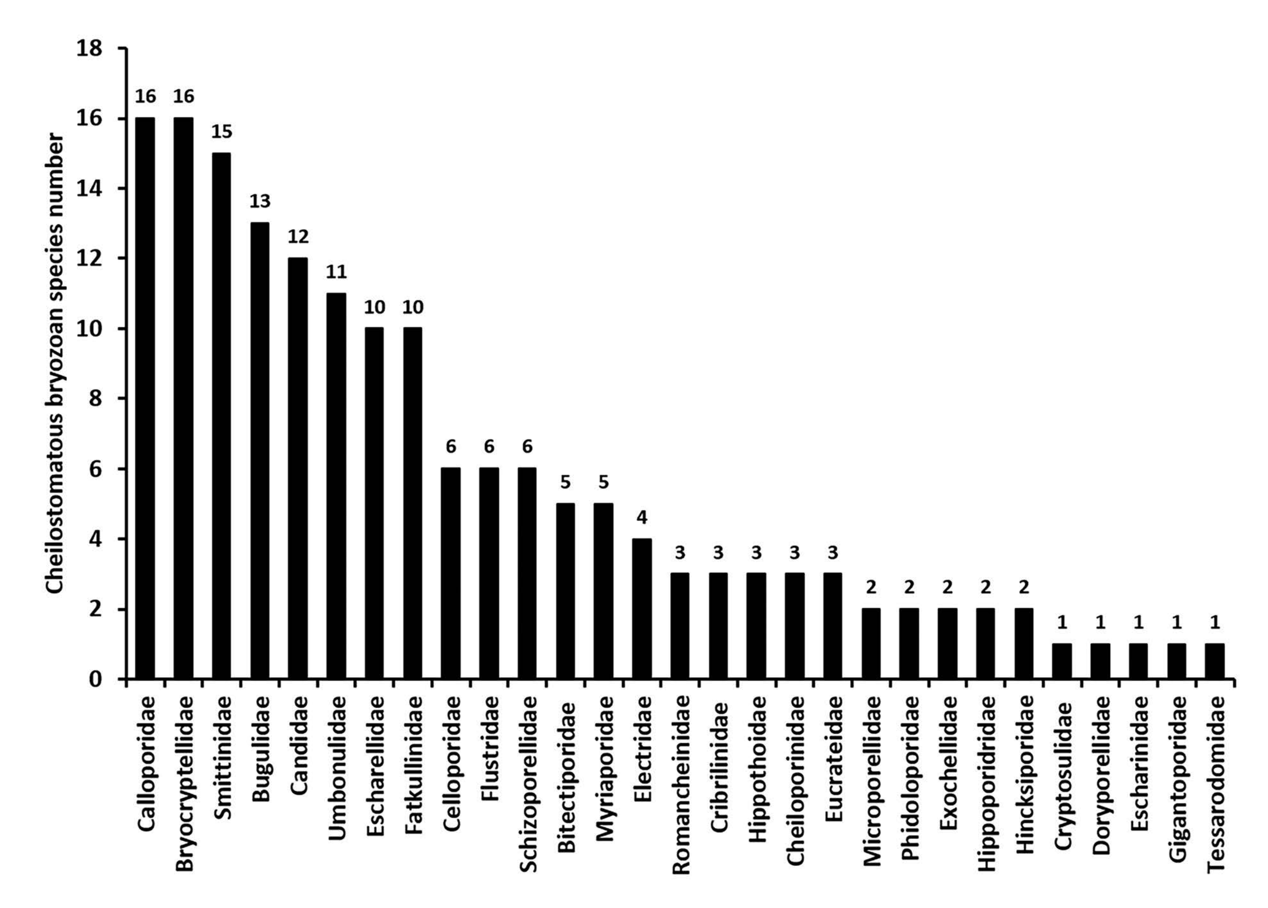


Рис. 4. Видовое богатство мшанок отряда Cheilostomata. По оси X указаны семейства.

Fig. 4. Species representation of bryozoans in families of the order Cheilostomata. The X-axis represents the families.

При анализе α-разнообразия оказалось, что его величина не зависит ни от глубины пробоотбора, ни от широтного расположения станций на акватории моря, но в то же время уменьшение количества видов в пробах при продвижении с запада на восток оказалось достоверным, несмотря на то, что корреляция была очень низкой (Табл. 2).

Видовое богатство мшанок на региональном уровне, или γ-разнообразие, статистически достоверно связано с глубиной обитания ($R = -0.86$; $p = 0.001$). Наиболее разнообразная фауна характерна для мелководий с глубинами менее 80 м. Глубже наблюдается постепенное снижение видового богатства, хотя незначительное увеличение по отношению к тренду имеет место на глубинах порядка 250 м и 450 м (Рис. 5). Максимум видового богатства (140 видов) приходится на район 74–76° с. ш. и 79° в. д., соответствующий южному склону желоба Святой Анны.

Таблица 2. Статистические характеристики изменения α-разнообразия мшанок в зависимости от изменения глубины и географического положения станций в Карском море. Статистически достоверные зависимости выделены жирным шрифтом.

Table 2. Statistical characteristics of the relationship of variations of local, or α-diversity of bryozoans in relation to variations of depth and geographic locations of stations in the Kara Sea. Statistically significant relationship is marked in bold.

Параметр / Characteristic	Коэффициент корреляции Пирсона / Pearson correlation coefficient (R)	Показатель значимости (p-value)
Глубина/Depth	−0.17	**0.007**
Широта/Latitude	0.013	0.14
Долгота/Longitude	−0.05	0.34

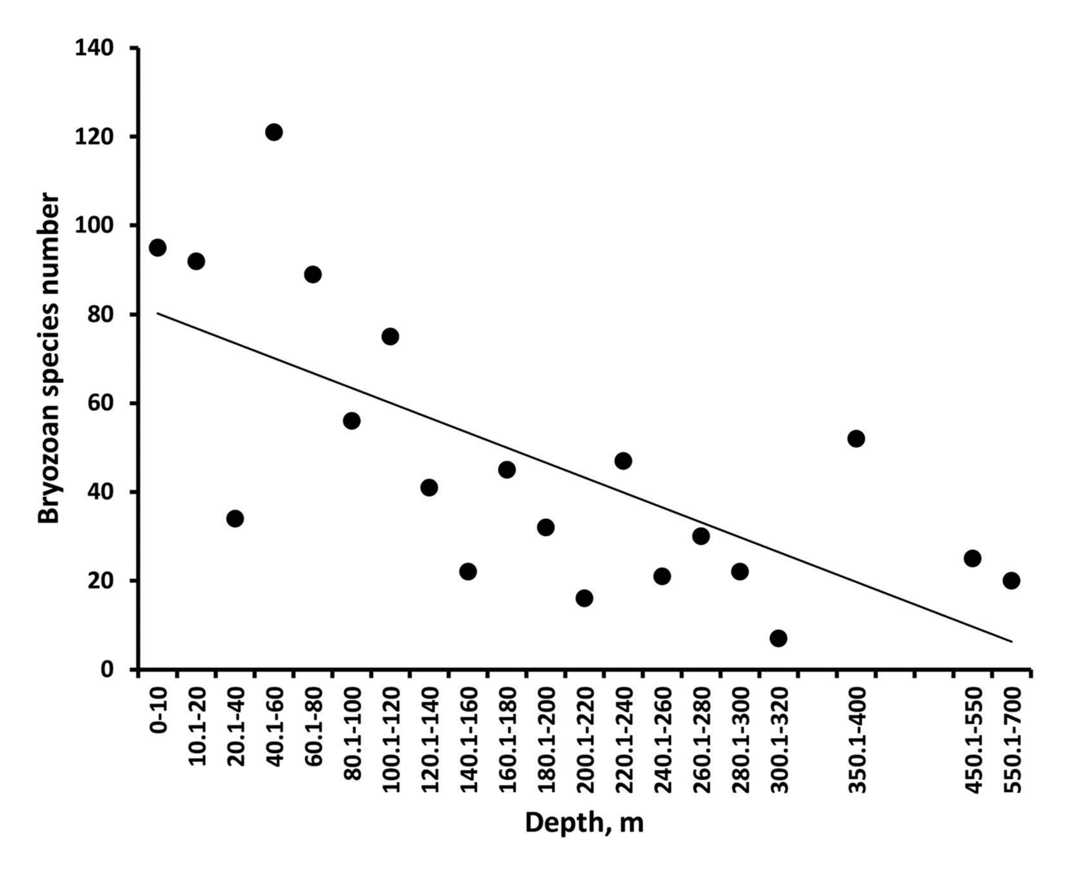


Рис. 5. Изменение видового богатства мшанок Карского моря в зависимости от глубины.
Fig. 5. Bryozoan species richness variation in relation to the depth in the Kara Sea.

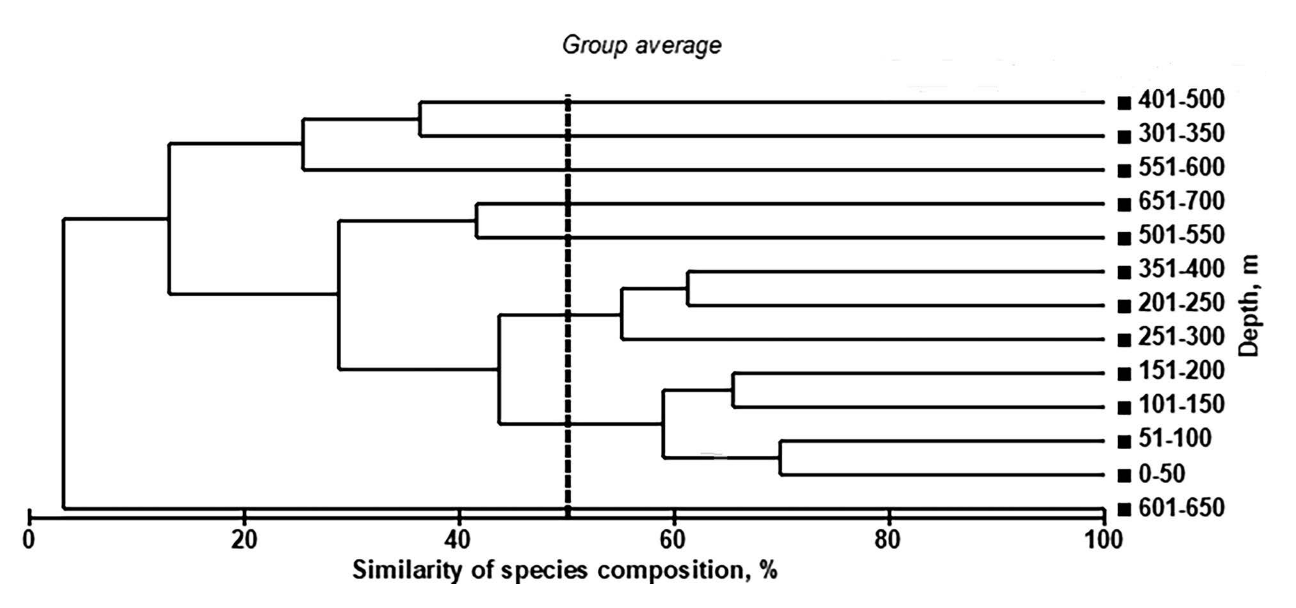


Рис. 6. Батиметрические комплексы мшанок в Карском море.
Fig. 6. Bathymetric complexes of bryozoans species of the Kara Sea.

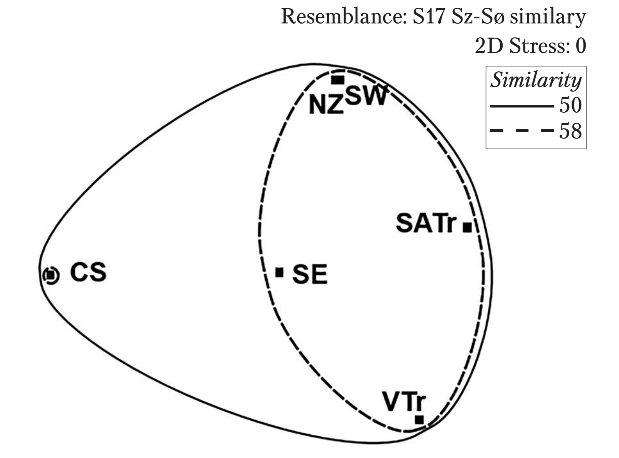


Рис. 7. Фаунистические группировки мшанок в Карском море. CS – центральный сектор; NZ – Новоземельский сектор; SAtr – сектор желоба Святой Анны; SE – юго-восточный сектор; SW – юго-западный сектор; VTr – сектор желоба Воронина;

Fig. 7. Faunistic groups of bryozoans in the Kara Sea. CS – central sector; NZ – Novaya Zemlya sector; SATr – Saint Anna; SE – south-eastern sector; SW – south-western sector; VTr – Voronin Trough sector. Numbers on the map: *1 – Baydara Bay; 2 – Kara Gate Strait; 3 – Vikitskiy Strait; 4 – Novaya Zemlya Trough.*

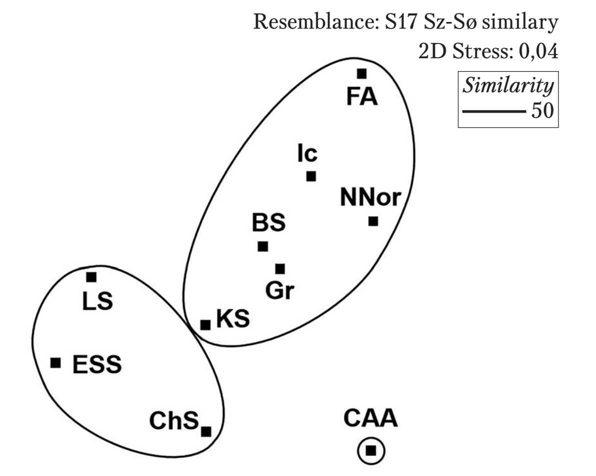


Рис. 8. Сходство фауны мшанок Карского моря с региональными фаунами этой группы из других районов Арктики. BS – Баренцево море; CAA – Канадский Арктический Архипелаг; ChS – Чукотское море; ESS – Восточно-Сибирское море; FA – район Фарерского архипелага; Gr – Гренландский район; Ic – район Исландии; KS – Карское море; LS – море Лаптевых; NNor – шельф Норвежского моря, расположенный к северу от Норвегии.

Fig. 8. Similarity of the bryozoan fauna of the Kara Sea with other regional faunas of bryozoans of the Arctic region. BS – Barents Sea; CAA – Canadian Arctic Archipelago; ChS – Chukchi Sea; ESS – East Siberian Sea; FA – Faroe Archipelago area; Gr – Greenland area; Ic – Iceland area; KS – Kara Sea; LS – Laptev Sea; NNor – shelf of the Norwegian Sea north off Norway.

Изменение видового богатства мшанок имеет четко выраженную обратную зависимость от долготы расположения станций (R = –0.72, p = 0.008). В то же время довольно заметная (R = –0.75) отрицательная корреляция между широтой и числом видов (Табл. 3) оказалась статистически недостоверной (p = 0.48).

Сравнение видовых списков мшанок, зарегистрированных в разных интервалах глубин, выявило существование двух четко обособившихся батиметрических группировок: первая из них приурочена к глубинам до 200 м, вторая обитает в интервале глубин от 200 до 400 м (за исключением диапазона 300–350 м, на который приходятся глубины Новоземельского желоба). На дендрограмме визуализируется еще несколько обособленных подкластеров, которые имеют слабую связь с двумя основными группировками (Рис. 6). При этом сходство фаун мшанок выделенных секторов весьма высокое и превышает 50%. Наибольшую фаунистическую обособленность имеет Центральный сектор (CS-сектор), фауна которого на 8% отличается от остальных (Рис. 7).

Таблица 3. Статистические характеристики γ-разнообразия мшанок в зависимости от изменения глубины и географического положения мест пробоотбора в Карском море. Статистически достоверные зависимости выделены жирным шрифтом.

Table 3. Statistical parameters of the relationship of γ-diversity of bryozoans and depth variation, as well as geographic locations of sampling areas in the Kara Sea. Statistically significant relationships are marked in bold.

Параметр / Characteristic	Коэффициент корреляции Пирсона / Pearson correlation coefficient (R)	Показатель значимости (p-value)
Глубина/Depth	–0.63	**0.002**
Широта/Latitude	–0.58	0.17
Долгота/Longitude	–0.72	**0.007**

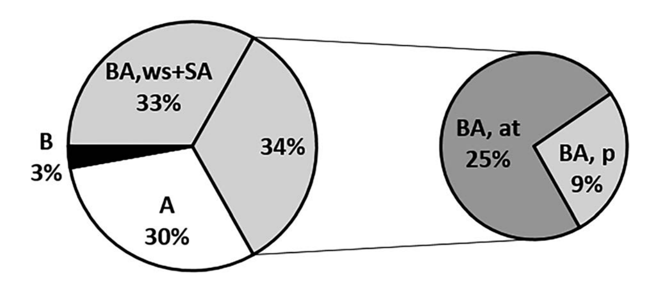


Рис. 9. Биогеографический состав фауны мшанок Карского моря. A – арктические виды; B – бореальные виды; BA, At – бореально-арктические, атлантические; BA, P – бореально-арктические, тихоокеанские; BA, ws – бореально-арктические, широко распространенные.

Fig. 9. Biogeographic composition of the bryozoan fauna of the Kara Sea. A – Arctic species; B – boreal species; BA, At – boreo-arctic, Atlantic; BA, P – boreo-arctic, Pacific; BA, ws – Boreo-Arctic species, wide spread.

Сравнение фауны мшанок Карского моря с другими региональными фаунами Арктического бассейна показало, что видовой состав мшанок Карского моря ближе к таковому для Баренцева моря, нежели для моря Лаптевых (Рис. 8). Анализ биогеографического состава мшанок в Карском море выявил явное преваллирование бореально-арктических видов (БА) (67%) над арктическими (А) (30%). Доля бореальных мшанок (Б) оказалась весьма незначительной (3%) (Рис. 9).

Широко распространенные БА виды мшанок обитают повсеместно, хотя наблюдается тенденция к сокращению их числа с ростом глубины. БА виды атлантического происхождения также встречаются на всей акватории моря, но предпочитают селиться либо на мелководьях с глубинами менее 100 м, либо на участках, расположенных глубже 200 м; кроме того, их доля достаточна велика на глубинах свыше 400 м. Тихоокеанские БА виды распространены в Кар-

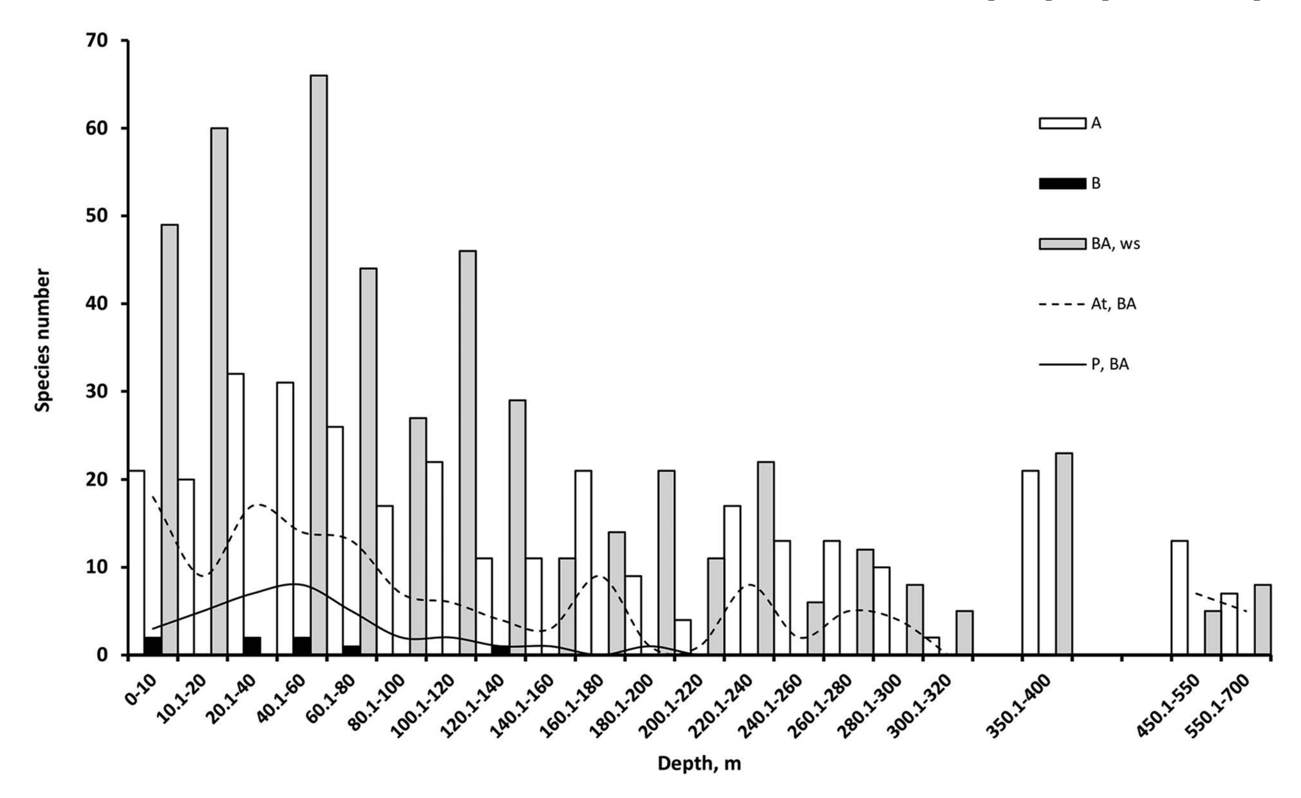


Рис. 10. Изменение относительного числа видов мшанок разной биогеографической принадлежности в Карском море по глубине. A – арктические виды; B – бореальные виды; BA, At – бореально-арктические, атлантические; BA, P – бореально-арктические, тихоокеанские; BA, ws – бореально-арктические, широко распространенные.

Fig. 10. Variation of a relative number of bryozoan species of different biogeographic affiliation with depth in the Kara Sea. A – Arctic species; B – boreal species; BA, At – boreo-arctic, Atlantic; BA, P – boreo-arctic, Pacific; BA, ws – Boreo-Arctic species, wide spread.

Таблица 4. Статистические характеристики изменения видового богатства различных биогеографических групп в зависимости от глубины и географического положения мест пробоотбора в Карском море. Статистически достоверные зависимости выделены жирным шрифтом.

Table 4. Statistic parameters of the relationship of variation of bryozoans of different biogeographic affiliation in relation to depth and geographic location of sampling stations in the Kara Sea. Significant relationships are marked in bold.

Биогеографическая принадлежность видов / Biogeographic affiliation of species	Коэффициент корреляции Пирсона (R) / Pearson correlation coefficient (R) (R/p-value)		
	Глубина/Depth	Широта/Latitude	Долгота/Longitude
бореально-арктические, широко распространенные/ boreo-arctic, widespread	**–0.79/<0.0001**	–0.68/0.09	**–0.65/0.019**
бореально-арктические, атлантические/ boreo-arctic, Atlantic	**–0.67/0.003**	–0.64/0.12	**–0.68/0.015**
бореально-арктические, тихоокеанские/ boreo-arctic, Pacific	**–0.79/0.0001**	**–0.79/0.03**	**–0.61/0.035**
Бореальные/Boreal	**–0.061/0.007**	–0.3/0.79	–0.3/0.72
Арктические/Arctic	**–0.6/0.008**	–0.08/0.86	**–0.66/0.019**

ском море до глубины 200, но большинство из них предпочитает более мелководные районы моря (Рис. 10). Арктические виды хорошо представлены на всех глубинах, бореальные встречаются только на мелководье, до глубины 80 м (Рис. 10). Статистически достоверное уменьшение видового богатства мшанок с возрастанием глубины и долготы происходит в каждой из рассмотренных биогеографических групп. С изменением широты наблюдаются статистически значимые сокращения видового богатства только в группе тихоокеанских бореально-арктических видов (Табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое богатство фауны мшанок и его пространственное изменение в Карском море

Возобновление интенсивных исследований биоты Карского моря в 1990-е гг. позволило собрать новый материал и по фауне мшанок. Предварительная обработка вновь собранных проб позволила расширить видовой список Bryozoa до 226 видов (Denisenko 2013). Вместе с тем недавно выполненная оценка изученности фауны мшанок Карского моря с применением метрики Чао (Chao 1989) показала, что видовые списки этой группы в случае проведения дополнительных исследований могут расшириться еще на 10–15%, и в этом случае число видов может достичь 258±18 (Denisenko 2020). Данный вывод оказался совершенно справедливым, поскольку в процессе работы с материалом, собранным в 2012–13 и 2019 гг., было обнаружено еще несколько мшанок, новых для фауны Карского моря, и один условно новый вид, в результате чего зарегистрированное видовое богатство возросло до 230 видов.

Вместе с тем, несмотря на новые находки, фауну мшанок Карского моря следует рассматривать как умеренно обедненную, поскольку по числу видов она в полтора раза уступает видовому богатству этой группы, зарегистрированному на настоящий момент, например, в Баренцевом море или в водах Гренландии (Denisenko 2020). Сокращение таксономических спектров фауны мшанок в Карском море происходит не только на уровне видов, но и на уровне родов и семейств (Denisenko 2021, in press).

Наибольшим видовым богатством в Карском море так же, как и в других районах Арктики (Denisenko 2021, in press), характеризуется ограниченное число семейств, что не противоречит сведениям, известным для Мирового океана в целом (Pagès-Escolà et al. 2020). Однако семейства, доминирующие в Арктике по числу видов, ранжированы в несколько ином порядке, чем это имеет место в общемировой морской фауне мшанок. Так, например, одно из наиболее богатых видами сем. Phidoloporidae (Pagès-Escolà et al. 2020) в Арктике представлено всего несколькими видами.

Уменьшение биологического разнообразия от тропиков до полюсов уже давно считается одной из наиболее фундаментальных закономерностей в пространственной организации

биосферы. Явные изменения по широте зарегистрированы у наземных позвоночных, насекомых и сосудистых растений, что в основном объясняется удалением от экваториальной области (Gaston and Spicer 2004). Для морских животных таких исследований еще немного, и в результатах порой представлены противоречивые сведения. По мнению одних авторов разнообразие морской фауны уменьшается от тропиков к полюсам (Roy et al. 1998; Clarke and Lidgard 2000), другие исследователи утверждают, что сокращение видового богатства в арктических широтах не происходит (например, Kendal and Aschan 1993). В последнем случае отсутствие уменьшения разнообразия в высоких широтах, в частности в районе Шпицбергена, может объясняться значительным влиянием атлантических вод, способствующих привносу фауны из умеренных широт в Арктику. Наши предварительные оценки изменений биоразнообразия мшанок в морях Арктического региона по широтно-долготным градиентам показали, что, если эти изменения и наблюдаются, их достоверность, как правило, сомнительна (Денисенко [Denisenko] 2017).

Накопленные данные о распространении мшанок в Карском море сделали возможной интегральную оценку пространственного изменения видового богатства фауны мшанок в пределах акватории. Несмотря на то, что корреляция между видовым богатством и географической широтой достаточно высокая, статистическая достоверность ее крайне неудовлетворительная, что подтверждает ранее полученные результаты (Денисенко [Denisenko] 2017). Вполне вероятно, что причина недостоверности выводов в отмеченных изменениях может быть следствием использования в анализе выборок разного размера (Gray 2001; Linse et al. 2006; Clarke and Crame 2010). Однако использование тех же данных при оценке изменений видового богатства по градиенту долготы показало статистически достоверную зависимость обеднения фауны от этого параметра.

Выполненные исследования на мшанках показали, что зависимость Карского моря от Атлантики остается все еще достаточно сильной, что, в первую очередь, отражается на таксономическом составе фауны и проявляется в сравнительно большем сходстве с фауной мшанок Баренцева моря, нежели моря Лаптевых. С другой стороны, вполне вероятно, что полученный результат указывает на более слабую изученность восточных и северных районов моря, поскольку хорошо известно, что величина видового богатства статистически достоверно связана с интенсивностью и площадью пробоотбора (Colwell et al. 2012). Последнее хорошо подтверждается результатами изучения мшанок в гренландских водах (Denisenko and Blicher 2019).

Выбранный в качестве второго интегрального экологического параметра градиент глубины отражает совокупное влияние факторов среды. С изменением глубины, как правило, сопряжены изменения температуры, солености, концентрация растворенного кислорода, доступность пищевого ресурса и количество подходящих для прикрепления колоний субстратов. В Карском море интервал глубин 40–100 м характеризуется наибольшей гетерогенностью условий обитания, и как раз ему соответствуют глубины проливов, где преобладают грубо гранулированные донные осадки. Именно в этом диапазоне глубин температура воды в придонных слоях может достигать максимальных положительных значений (Добровольский и Залогин [Dobrovolskiy and Zalogin] 1982; Прищепа [Prischepa] 2018). Все перечисленное создает предпосылки для формирования более или менее благоприятных и разнообразных условий обитания, что, как следствие, способствует развитию богатой фауны мшанок.

С возрастанием глубины условия обитания становятся более однообразными: стабильно отрицательные придонные температуры, превалирование мягких донных осадков и ограниченный пищевой ресурс. Все это обуславливает обеднение видового богатства мшанок, а наблюдаемое незначительное увеличение данного показателя в интервалах глубин 250 и 450–500 м приурочено к желобам Святой Анны и Воронина, где регистрируют положительные температуры и повышенную гидродинамику. В целом сокращение видового богатства мшанок по градиенту глубины в районе исследования не противоречит результатам, полученным для других морей и акваторий Арктического региона (Денисенко [Denisenko] 1990, 2017; Denisenko et al. 2016; Denisenko and Blicher 2019), хотя приуроченность отдельных локальных

максимумов видового богатства к определенным интервалам глубин может меняться из-за особенностей структуры местных водных масс. Именно распределение водных масс в Карском море обеспечивает формирование двух крупных – мелководной и глубоководной – группировок мшанок и нескольких мелких, не связанных с ними фаунистических комплексов. Последние включают фауну из глубоководных частей желобов, которые заселены более глубоководными видами. Вместе с тем высокая степень сходства видовых списков, зарегистрированных в пределах выделенных секторов, указывает на то, что в Карском море обитает единый фаунистический комплекс.

Биогеографический состав фауны мшанок Карского моря и его пространственные изменения

Биогеографические исследования представляют немалый интерес для экологов, поскольку позволяют понять пути формирования фаун (Golikov and Scarlato 1989; Briggs 1995; Briggs and Bowen 2012) и оценить экологический потенциал видов, в частности их толерантность к температурным изменениям (Голиков и Скарлато [Golikov and Scarlato] 1972; Денисенко [Denisenko] 1990). Первая оценка биогеографического состава фауны мшанок Карского моря, которая была выполнена на материалах, собранных в первой половине прошлого столетия, выявила явное доминирование бореально-арктических видов (70%), хотя доля арктических элементов в фауне была также достаточно высока. К ним относилось более четверти всех зарегистрированных видов (26%) (Gontar and Denisenko 1989). Новые находки и описание новых видов в течение последних 30 лет (Denisenko 2009, 2013, 2016, 2018) позволили установить, что доля арктических видов в фауне мшанок Карского моря более значима (30%) и сопоставима с их долей в море Лаптевых (31%). Вместе с тем большинство мшанок Карского моря попрежнему осталось за бореально-арктическими видами, что не противоречит сведениям касательно всего зообентоса в целом (Денисенко и др. [Denisenko et al.] 1998). Но в противоположность указаниям о преобладании широко распространенных БА видов в фауне арктических морей (Piepenburg 2005) их доля в Карском море для мшанок составляет не более трети от всех видов. Приблизительно 1/4 часть Bryozoa представлена БА видами атлантического происхождения и около 10% – БА видами тихоокеанского происхождения.

Доля бореальных видов в фауне мшанок Карского моря почти в семь раз меньше по сравнению с Баренцевым морем (3 и 20% соответственно). Бореальные мшанки встречаются только в Байдарацкой губе, куда они могли проникнуть с течениями, также, как и в юго-восточные районы Баренцева моря (Денисенко [Denisenko] 2001), в пребореальное время (8000 лет назад), когда уровень моря поднимался на 10–15 м в результате таяния ледников и морских льдов (Борзенкова [Borzenkova] 2016).

Вариации числа видов разной биогеографической принадлежности так же, как и фауны мшанок Карского моря в целом, сопряжены с изменением таких параметров среды, как глубина и географическое положение мест пробоотбора. Как и для фауны Bryozoa в целом, изменения по широте в большинстве биогеографических категорий оказались статистически недостоверны. Исключение представляют виды тихоокеанского происхождения, для которых обнаружена статистически достоверная зависимость от изменений глубины. Такой результат был вполне предсказуем, поскольку тихоокеанские виды, встречающиеся в арктическом регионе, изначально рассматриваются как более стенобионтные в связи с тем, что их проникновение в Арктику в позднем плейстоцене ограничивалось мелководностью Берингова пролива (Golikov and Skarlato 1989; Denisenko and Grebmeier 2015). По всей видимости виды мшанок тихоокеанского происхождения, аналогично другим группам донных беспозвоночных (например, Krylova et al. 2013), распространились до Карского моря во время одного из резких потеплений, имевших место в позднем плейстоцене – раннем голоцене.

Выполненные исследования показали, что, несмотря на увеличившееся число видов, фауна мшанок Карского моря, в связи с тем, что там обитает довольно большое число атлантических бореально-арктических видов, имеет, как и раньше (см. Денисенко [Denisenko] 1990), более высокое сходство с баренцевоморской фауной, нежели с фауной моря Лаптевых.

Согласно многочисленным публикациям российских исследователей Карское море относится к Западносибирской биогеографической провинции Арктического региона, границей которой на востоке являются Новосибирские острова (Гурьянова [Gurjanova] 1972; Голиков [Golikov] 1980; Несис [Nesis] 1982; Gontar and Denisenko 1989; Golikov et al. 1990; Денисенко [Denisenko] 1990; Кафанов и Кудряшов [Kafanov and Kudryashov] 2000; Mironov 2013; Petryashov 2009). К этой же провинции принадлежит и море Лаптевых, однако, результаты выполненного сравнения имеющихся на настоящий момент видовых списков мшанок, зарегистрированных в региональных фаунах Арктики, позволяют скорректировать эти общепринятые положения (Denisenko 2021, in press). Представляется, что граница между Западно-Сибирской и Восточно-Сибирской провинциями по мшанкам проходит по архипелагу Северная Земля, т.е. море Лаптевых не входит в состав Западно-Сибирской провинции, а является частью Восточно-Сибирской провинции, что не согласуется с данными многих исследователей (Гурьянова [Gurjanova] 1972; Голиков [Golikov] 1980; Несис [Nesis] 1982; Mironov 2013). Полученный результат требует уточнений и, возможно, является особенностью рассматриваемой группы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты многочисленных исследователей показывают, что в прошлом формирование фаунистического разнообразия и биогеографического состава фаун на региональном уровне контролировалось геологическими и климатическими процессами и связанными с ними глобальными изменениями окружающей среды. В Карском море последние определили возможность колонизации новых местообитаний аллохтонными видами, породившими в дальнейшем их автохтонных потомков. Судя по всему, фауна мшанок Карского моря в геологическом отношении весьма молодая, сформировавшаяся после последнего четвертичного оледенения. Обеднение фауны с ростом глубины и в направлении с запада на восток свидетельствует в пользу того, что наиболее интенсивное проникновение мшанок на шельф Карского моря происходило из Баренцева моря по соединяющим их проливам и частично с севера, за счет распространения в шельфовую зону, и видов из верхних горизонтов континентального склона. Высокий уровень сходства между фаунами, обитающими в разных районах моря (сходство составляет 58%) и обеднение фауны по мере удаления от Атлантики также подтверждают высказанное выше предположение о молодости фауны. На это же указывает и довольно высокое число автохтонных арктических видов мшанок в районе исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен коллегам ЗИН РАН В.В. Петряшеву, Б.И. Сиренко и С.Г. Денисенко, собравшим материал в 1993–1995 и в 2019 гг. Автор также благодарен двум анонимным рецензентам за конструктивные замечания и пожелания, что позволило улучшить рукопись.

Исследование выполнено в рамках госзадания лаборатории морских исследований ЗИН РАН № АААА-А19-1119020690072-9 «Таксономия разнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоемов и увлажненных территорий» и частично профинансировано Российским фондом фундаментальных исследований (проект 18-05-60157) «Вековые изменения донных экосистем Арктических морей России, современное состояние и прогноз». В исследовании использованы материалы УФК ЗИН РАН № 2-2.20 (http://www.ckp-rf.ru/usu/73561/).

ЛИТЕРАТУРА

Anisimova N.A., Frolova E.F., Liubin P.A., Frolov F.F., Denisenko N.V., Panteleeva N.N. and Liubina O.S. 2003. Species composition and quantitative distribution of macrozoobenthos in the Voronin Trough area and at the neighboring part of continental slope. In: G.G. Matishov (Ed.). Fauna of invertebrates of the Kara, Barents and White seas. Informatics, ecology, biogeography. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 79–92. [In Russian].

Antipova T.V. and Semenov V.N. 1984. Composition and distribution of benthos in the south-eastern areas of typical marine waters of the Kara Sea. In: G.G. Matishov, V.S. Petrov, A.D. Chinarina, L.G. Pavlova and

S.F. Timofeev (Eds). Ecology and bio-resources of the Kara Sea. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 127–137. [In Russian].

Borzenkova I.I. 2016. History of sea ice in the Arctic basin: Lessons from the past for future. *Ice and Snow*, **56**(2): 221–234. [In Russian]. https://doi.org/10.15356/2076-6734-2016-2-221-234

Briggs J.C. 1995. Global biogeography. Elsevier, Amsterdam, 452 p.

Briggs J.C. and Bowen B.W. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography*, **39**: 12–30. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02613.x

Carmak E. and Wassmann P. 2006. Food webs and physical-biological coupling on pan-Arctic shelves: Unifying concepts and comprehensive perspectives. *Progress in Oceanography*, **71**(2): 446–477. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.004

Chao A. 1989. Estimating population size for sparse data in capture-recapture experiments. *Biometrics*, **45**(2): 427–438. https://doi.org/10.2307/2531487

Clarke A. and Crame J.A. 2010. Evolutionary dynamics at high latitudes: speciation and extinction in polar marine faunas. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* **365**(1558): 3655–3666. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0270

Clarke A. and Lidgard S. 2000. Spatial patterns of diversity in the sea: bryozoan species richness in the North Atlantic. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 799–814. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00440.x

Clarke K.R. and Warwick R.M. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Brourne Press Limited, Plymouth, 280 p.

Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J., Lin S.-Y., Mao C.X., Chazdon R.L. and Longino J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, **5**(1): 3–21. https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044

Czekanowski J. 1909. Zur differential Diagnose der Neandertalgruppe. *Korrespondenzblatt Deutschen Gesellschaft für Anthropologie,* **40:** 44–47.

Denisenko N.V. 1990. Distribution and ecology of bryozoans of the Barents Sea. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity, 156 p. [In Russian].

Denisenko N.V. 2001. Bryozoan fauna of the Cheshskaya Bay of the Barents Sea. In: G.G. Matishov (Ed.). Explorations of zoobenthos of the Barents, Kara and White Seas. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 78–85. [In Russian].

Denisenko N.V. 2008. Bryozoans of the Chukchi Sea and Bering Strait. *Explorations of the Fauna of the Seas,* **61/69**: 163–198. [In Russian].

Denisenko N.V. 2009. The new species and new records of rare ctenostome bryozoans of the genus *Alcyonidium* in the Russian Arctic Seas. *Proceedings of Zoological Institute RAS*, **313**(4): 419–426.

Denisenko N.V. 2010. Bryozoans of the East-Siberian Sea. In: B.I. Sirenko and S.G. Denisenko (Eds). Fauna of the East Siberian Sea, distribution patterns and community structure. *Explorations of the Fauna of the Seas,* **66/74**: 89–129. [In Russian].

Denisenko N.V. 2011. Bryozoans of the East Siberian Sea: history of research and current knowledge of diversity. In: P.N. Wize Jackson and M.E. Spenser Jones (Eds). Annals of Bryozoology. Vol. 3. International Bryozoology Association, Dublin: 1–15.

Denisenko N.V. 2013. Bryozoans of the Kara Sea: fauna richness and spatial diversity. Abstract volume of 16th IBA International Conference (10–16 June 2013, Catania). University of Catania, Catania: 22.

Denisenko N.V. 2016. The new species *Callopora septentrionalis* sp. nov. (Bryozoa: Cheilostomatida: Calloporidae) from the Barents and Kara Seas. *Zoosystematica Rossica*, **25**(2): 224–228. https://doi.org/10.31610/zsr/2016.25.2.183

Denisenko N.V. 2017. Diversity of bryozoans of the Arctic region. Materials of the Jubilee Reporting Scientific Session dedicated to the 185th anniversary of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Zoological institute, Saint Petersburg: 65–68. [In Russian].

Denisenko N.V. 2020. Species richness and the level of knowledge of the bryozoan fauna of the Arctic region. *Proceedings of Zoological Institute RAS*, **324**(3): 353–363.https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.3.353

Denisenko N.V. 2021. Taxonomic structure and endemism of bryozoan fauna of the Arctic region. *Paleontological journal*. In press.

Denisenko N.V. and Blicher M.E. 2019. Diversity and biogeographic patterns of the bryozoan fauna of the Greenland waters. Abstract volume of 18th International Bryozoology Association Conference (Librereč, Czechia, 16–21 June, 2019). Czech Geological Survey, Librereč: 26.

Denisenko N.V., **Denisenko S.G. and Sandler H. 1997.** Zoobenthos in the Ob Bay in 1996. In: Ob Bay Ecological Studies in 1996. Report B15, Finnish-Russian offshore technology working group, Helsinki: 23–37.

Denisenko N.V. and Grebmeier J.M. 2015. Spatial patterns of bryozoan fauna biodiversity and issues of biogeographic regionalization of the Chukchi Sea. *Oceanography*, **28**(3): 34–145. http://doi.org/10.5670/oceanog.2015.62

Denisenko N.V., Hayward P.J., Tendal O.S. and Sørensen J. 2016. Diversity and biogeographical patterns of the bryozoan fauna of the Faroe Islands. *Marine Biology Research*, **12**(4): 360–378. https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1148817

Denisenko N.V., Rachor E. and Denisenko S.G. 2003. Benthic fauna of the southern Kara Sea. In: R. Stain,

K. Fahld, D.K. Futterer, E.M. Galimov and O.V. Stepanetz (Eds). Siberian River runoff in the Kara Sea: Characterization, quantification variability and environmental significance. Proceedings in Marine Science. Vol. 6. Elsevier, Amsterdam: 213–236.

Denisenko S.G., Anisimova N.A. and Denisenko N.V. 1998. Modern studies of zoobenthos in coastal areas of the southern part of the Kara Sea. *Doklady Akademii nauk,* **363**(5): 710–713. [In Russian].

Denisenko S.G., Anisimova N.A., Denisenko N.V., Jukov E.I., Polianskiy V.A. and Semenov V.N. 1993. Distribution and structure-functional organization of zoobenthos. In: Hydrobiological studies of the Baydaratskaya Bay (the Kara Sea) in 1991–1992. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 30–49. [In Russian].

Dobrovolsky A.D. and Zalogin B.S. 1982. Seas of the USSR. Moscow State University, Moscow, 114 p. [In Russian].

Gaston K.J. and Spicer J.I. 2004. Biodiversity: an introduction. 2nd edition. Blackwell Science Ltd, Oxford, 191 p.

Golikov A.N. 1980. Mollusca Buccininae of the World Ocean. In: I.M. Likharev (Ed.). Fauna of the USSR, New Series. Vol. 5(2). Nauka, Leningrad, 508 p. [In Russian].

Golikov A.N. 1982. About approaches to regionalization and term unification in marine biogeography. In: O.G. Kusakin (Ed.). Marine biogeography: a subject, methods, principles of zonation. Nauka, Moscow: 94–99. [In Russian].

Golikov A.N. and Scarlato O.A. 1972. About determination of the optimal habitat temperatures of marine poikilothermic animals by analyzing temperature conditions at the edges of their areas. *Doklady Akademii nauk*, **203**(5): 1190–1192. [In Russian].

Golikov A.N. and Scarlato O.A. 1989. Evolution of arctic ecosystems during the Neogene Period. In: Y. Herman (Ed.). The Arctic Seas: Climatology, oceanography, geology and biology. Van Nostrand Reinhold, New York: 257–279. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0677-1_10

Golikov A.N., Dolgolenko M.A., Maximovich N.V. and Scarlato O.A. 1990. Theoretical approaches to marine biogeography. *Marine Ecology Progress Series*, **63**: 289–301. https://doi.org/10.3354/meps063289

Gontar V.I. 2004. List of bryozoan species of the Laptev Sea. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **54/62:** 151–156. [In Russian].

Gontar V.I. and Denisenko N.V. 1989. Arctic Ocean Bryozoa. In: Y. Herman (Ed.). The Arctic Seas: Climatology, oceanography, geology and biology. Van Nostrand Reinhold Company, New York: 341–371. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0677-1_14

Gordeev V.V. 2000. River input of water, sediment, major ions, nutrients and trace metals from Russian territory to the Arctic Ocean. In: E.L. Lewis (Ed.). Freshwater budget of the Arctic Ocean. Kluwer, Dordrecht: 297–322. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4132-1_14

Gray J.S. 2001. Marine diversity: the paradigms in patterns of species richness examined. *Marine Sciences*, **65**: 41–56. https://doi.org/10.3989/scimar.2001.65s241

Gray J.S. and Elliott M. 2009. Ecology of marine sediments: science to management. 2nd edition. University Press, Oxford, 240 p. https://doi.org/10.1093/oso/9780198569015.003.0005

Gurjanova E.F. 1972. Zoogeographic regionalization of the sea. *Explorations of the Fauna of the Seas,* **10/18**: 8–21. [In Russian].

Hammer Ø. 2019. Paleontological statistics (PAST). Reference manual. Version 4.03. Natural History Museum, University of Oslo, Oslo, 275 p.

Ivanov V.V. 1997. Inflow and spreading of river water in the Kara Sea. In: V. Volkov, G. Ju. Kosheleva, V. Smolyanitsky and T. Vinje (Eds). Natural conditions of the Kara and Barents seas. Proceedings of Russian-Norwegian workshop, Modeling requirements. Polar Institute, Oslo. *Norsk Polarinstitutt Rapport*, **97**: 214–220.

Jorgensen L.L., Pearson T.H., Anisimova N., Gulliksen B., Dahle S., Denisenko S.G. and Matishov G.G. 1999. Environmental influences on benthic fauna associations of the Kara Sea (Arctic Russia). *Polar Biology*, **22**(6): 395–416. https://doi.org/10.1007/s003000050435

Kafanov A.I. and Kudryashov V.A. 2000. *Marine biogeography.* Nauka, Moscow, 176 p. [In Russian].

Kendall M.A. and Aschan M. 1993. Latitudinal gradients in the structure of macrobenthic communities: a comparison of Arctic, temperate and tropical sites. *Journal of the Experimental Biology and Ecology*, **172**: 157–169. https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90095-6

Kluge G.A. 1962. Bryozoans of the northern seas of the USSR. Akademiya Nauk SSSR, Moscow–Leningrad, 582 p. [In Russian].

Kluge H. 1929. Die Bryozoen des Sibirischen Eismeers. *Raboty Murmanskoj biologicheskoj stantsii,* **3**: 1–33.

Kosheleva V.A. and Yashin D.S. 1999. Bottom sediments of the Arctic Seas. VNIIOkeangeologiya, Saint Petersburg, 286 p. [In Russian].

Krylova E.M., Ivanov D.L. and Mironov F.N. 2013. The ratio of Atlantic and Pacific origin in modern Arctic fauna of bivalve molluscs. *Invertebrate Zoology,* **10**(1): 89–126. https://doi.org/10.15298/invertzool.10.1.05

Levinsen G.M.R. 1886. Bryozoer fra Kara-Havet. In: C.F. Lütken (Ed.). Dijmphna-Togtets Zoologisk botanisk Udbytte. H. Hagerup, Kjøbenhavn: 307–328.

Linse K., Griffiths H.J., Barnes D.K.A. and Clarke A. 2006. Biodiversity and biogeography of Antarctic and Sub-Antarctic Mollusca. *Deep-Sea Research. Part II: Topical Studies in Oceanography*, **53**: 985–1008. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.05.003

Lisitsin A.P. 1994. The marginal filter of the ocean. *Oceanology*, **34**(5): 671–682.

Magurran A. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford, 256 p.

Mironov A.N. 2013. Biotic complexes of the Arctic Ocean. *Invertebrate Zoology,* **10**(1): 3–48. https://doi.org/10.15298/invertzool.10.1.02

Nesis K.N. 1982. Zoogeography of the World Ocean: a comparison of pelagic zonation and regional division of shelf (by cephalopods). In: O.G. Kusakin (Ed.). Marine biogeography: a subject, methods, principles of zonation. Nauka, Moscow: 114–134. [In Russian].

Nordenskjöld A.E. 1882. Die Umsegelung Asiens und Europas auf der Vega: mit einem historischen Rückblick auf frühere Reisen längs der Nordküste der Alten Welt. Vol. 1 and 2. Brockhaus, Leipzig, 477 p.

Pagès-Escolà M., Bock P.E., Gordon D.P., Wilson S., Linares C., Hereu B. and Costello M.J. 2020. Progress in the discovery of extant and fossil bryozoans. *Marine Ecology Progress Series*, **635**: 71–79. https://doi.org/10.3354/meps13201

Pesenko Yu.A. 1982. Principles and methods of quantitative analysis in faunistic researches. Nauka, Moscow, 287 p. [In Russian].

Petryashov V.V. 2009. The biogeographical division of the Arctic and North Atlantic by the mysid (Crustacea: Mysidacea) fauna. *Russian Journal of Marine Biology,* **35**(2): 97–116. https://doi.org/10.1134/S1063074009020011

Piepenburg D. 2005. Recent research on Arctic benthos: common notions need to be revised. *Polar Biology*, **28**: 733–755. https://doi.org/10.1007/s00300-005-0013-5

Prischepa B.F. 2008. Ecosystem of the Kara Sea. PINRO, Murmansk, 261 p. [In Russian].

Roy K., Jablonski D., Valentine J.W. and Rosenberg G. 1998. Marine latitudinal diversity gradients: Tests of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**: 3699–3702. https://doi.org/10.1073/pnas.95.7.3699

Smitt F.A. 1879. Recentio systematica animalium Bryozoarum, quae in itineribus, annis 1875 et 1876 ad insulas Novaja Semlja. Öftersigt af Kongl. Vetenskaps-Academiens Förandligar, **35**(3): 11–26.

Sørensen T.A. 1948. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of vegetation on Danish commons. *Kogelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*, **622**(5): 1–34.